植 物 分 类 学 报 35(3):208~214(1997)
Acta Phytotaxonomica Sinica

半夏属的染色体数目、倍性与珠芽发生的关系*

李名旺 顾德兴 刘友良
(南京农业大学农学系,南京 210095)
徐炳声
(中国科学院植物所系统与进化植物学开放研究实验室 北京 100093)

RELATIONSHIP BETWEEN OCCURRENCE OF BULBILS AND CHROMOSOME NUMBER AND PLOIDY IN *PINELLIA* (ARACEAE)

Li Ming-wang Gu De-xing Liu You-liang
(*Depertmemt of Agronomy, Nanjing Agricultural University*, Nanjing 210095)
Hsu Ping-sheng
(*Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Science*, Beijing 100093)

Abstract By examining the somatic chromosome numbers and average numbers of bulbils per leaf of 10 populations belonging to 5 species of *Pinellia*, 5 chromosome numbers (*P. peltata* Pei 2n=78, *P. cordata* N.E.Brown 2n=72, *P. ternata* (Thunb.) Breit. 2n=54, 99, 108) new to this genus are reported. The present work also shows that the species with x=13 including *P. yaoluopingensis* X.H.Guo et X.L.Liu (popullation Ⅰ~Ⅲ), *P. tripartita* (Blume) Schott (previous reports), *P. pedatisecta* Schott (population Ⅳ) and *P. peltata* (population Ⅴ) have no bulbils at all, while those with x=9 including *P. cordata* (population Ⅵ) and *P. ternata* (population Ⅶ~Ⅹ) have bulbils more or less depending on their ploidy——the average number of bulbils per leaf of hexaploid (population Ⅶ) is only 0.043, which is much lower than 1.95 of that of dodecaploids (population Ⅹ). Based on these observations, it could be supposed that polyploidy reinforce apomixis, the diploid ancestors of *P. ternata* have no bulbils and in *Pinellia*, x=13 may be more primitive than x=9. The chromosome counts of the Araceae are changeable and complex, but appear to be explainable on the dual basis of ascending and descending dysploidy at secondary (paleopolyploid) level from a primitive basic number x=7. *P. ternata* is a polyploid complex and probably it came from a diploid ancestors without bulbils and with x=7,8,9, etc. The basic chromosome numbers x=7,8,9 of *Pinellia ternata* may have been derived from x=13 of *P. yaoluopingensis* by descending dysploidy in the early stage of the evolution of this genus. Then, as a result of secondary polyploidy, bulbils which enable the species to adapt to its varied environments occur

* 1996-03-11 收稿。

and they might lead to a more rapid evolution in this species.
Key words *Pinellia*; Chromosome basic numbers; Ploidy; Bulbil occurrence
摘要 本文通过对半夏属 *Pinellia* 5 个种 10 个群体的染色体计数和珠芽数量统计,首次报道了 5 个染色体数目,同时发现珠芽的发生与染色体基数及多倍化程度有关:x=13 的类群无珠芽,而 x=9 的有珠芽;在有珠芽的半夏 *P. ternata*(Thunb.)Breit. 中,平均每叶珠芽数随倍性的提高而增大。半夏是一个多倍体复合种,起源于无珠芽、染色体基数为 x=7~9 的二倍体祖先,可能是在该属的早期进化中由鹞落坪半夏 *P. yaoluopingensis* X.H.Guo et X.L.Liu 的 x=13 经非整倍性跌落而成,在发生上比鹞落坪半夏进化。
关键词 半夏属; 染色体基数; 倍性; 珠芽发生

顾德兴和徐炳声(1991)在对天南星科半夏属 *Pinellia* Tenore 南京两种半夏群体变异格局的比较研究中发现两者不仅在生殖器官的一些性状、花粉粒大小和外壁纹饰上彼此有异,而且在珠芽有无、生态适应、地理分布和染色体数目等方面也不同。生长在南京东郊灵谷寺山坡上的一个群体(该文称为群体Ⅲ,和本文的"群体Ⅲ"相同)因其形态大致与鹞落坪半夏 *P. yaoluopingensis* X.H.Guo et X.L.Liu 的模式记载相似而被暂定为该种。但该种是否就是鹞落坪半夏还是半夏的一个变异类型,该文未予肯定。文中还提出了半夏是否可能起源于远系繁殖的鹞落坪半夏的问题,因为鹞落坪半夏与半夏的主要区别在于前者无珠芽,后者有珠芽(刘晓龙,郭新弧,1986)。要对以上两个问题作出回答,关键在于弄清珠芽发生率在属内的变异状况、遗传基础及其与染色体数目变异之间是否存在联系。本文对华东地区半夏属的 5 个种作了染色体计数和珠芽发生的统计,把生殖生物学和细胞学资料结合起来,探讨它们之间的相关性,以期对上述问题作出回答。

1 实验材料和方法

1.1 群体材料的来源 实验材料采自江苏、浙江和安徽三省不同地区,共有半夏属 5 个种的 10 个群体,包括鹞落坪半夏 3 个群体、半夏 4 个群体以及虎掌 *P. pedatisecta* Schott、盾叶半夏 *P. peltata* Pei 和滴水珠 *P. cordata* N.E.Brown 各一个群体。各群体的产地和生境见表 1。

1.2 群体珠芽数测算 进行地区性群体取样,群体Ⅹ仅取 40 个个体,群体Ⅶ取 70 个个体,其余群体取 50 个个体,每个样本块茎直径大于 1 cm,且仅统计 1 枚叶,求出群体平均每叶珠芽数(平均每叶珠芽数=群体珠芽总数/群体中样本数)。

1.3 染色体计数 水培块茎长根,待根长到 1~1.5 cm 时剪取,用冰水处理 24 h,卡诺氏液固定 24~28 h,用 1%醋酸洋红染色 2~4 h,按常规制片和镜检。计数中期细胞 25~30 个,选 5 个以上分裂相好的细胞摄影,最后用气干法制成永久片。

2 实验结果

2.1 半夏属的染色体数目

染色体计数结果见表 2 和图版 1。从表 2 可知半夏属 5 个种 10 个群体有 2 个染色体基数,即 x=13(3 个种)和 x=9(2 个种)。在 x=13 的 3 个种中有 2 个是 2 倍体,1 个 6 倍体;而属于 x=9 的种则全部是多倍体(6x,8x,11x,12x)。另外在群体Ⅲ,群体Ⅶ和群体

Ⅹ中有一定数量的非整倍性变化,其所占的百分数分别为16%,19.5%和29%。

表1 供实验用的半夏属5种植物10个群体的材料来源

Table 1 The 10 populations belonging to 5 species of *Pinellia* used for this experiments

种名 Species	群体编号 Population No.	产地 Locality	生境 Habitat
鹞落坪半夏 *P. yaoluopingensis*	Ⅰ	安徽鹞落坪 Yaoluoping, Anhui	阔叶林下荫蔽阴湿处,海拔1100 m Shady and wet broad-leaf woods, alt. 1100 m
	Ⅱ	安徽旌德 Jingde, Anhui	阴坡林中,海拔800 m Woods of shady slope, alt. 800 m
	Ⅲ	江苏南京 Nanjing Jiangsu	乔灌木混生,荫蔽湿润处,海拔80 m Shady and wet thickets with scattered trees, alt. 80 m
虎掌 *P. pedatisecta*	Ⅳ	江苏南京 Nanjing Jiangsu	乔灌木混生,荫蔽湿润处,海拔80 m Shady and wet thickets with scattered trees, alt. 80 m
盾叶半夏 *P. peltata*	Ⅴ	浙江雁荡山 Mt. Yandang, Zhejiang	阴湿荫蔽处,岩石缝中, Rock crevices of shady and wet places
滴水珠 *P. cordata*	Ⅵ	安徽天柱山 Mt. Tianzhu, Anhui	岩石缝中,干燥无遮荫处,海拔1000 m Rock crevices of shady and wet places, alt. 1000 m
半夏 *P. ternata*	Ⅶ	安徽石台 Shitai, Anhui	林中,阴湿荫蔽处, Shady and wet places in woods
	Ⅷ	安徽鹞落坪 Yaoluoping, Anhui	路边田中,较开阔处,海拔900 m Open places in agricultural land by roads, alt. 900 m
	Ⅸ	江苏江宁 Jiangnin, Jiangsu	路边田中,干燥无遮荫处 Dry places in agricultural land by roads
	Ⅹ	安徽旌德 Jingde, Anhui	干燥无遮荫处,海拔700 m Dry and open places, alt. 700 m

2.2 珠芽发生及其与染色体数目的相关性

在供实验用的半夏属5个种中,有3个种(x=13)均无珠芽,而另2个种(x=9)均有珠芽。此外,在半夏复合种内存在着珠芽发生随着染色体倍性的上升而相应提高的情况,即每叶珠芽数由群体Ⅶ(6倍体)的0.043上升为群体Ⅹ(12倍体)的1.95。

2.3 珠芽有无与生境的关系

无珠芽的种生境较为荫蔽和湿润,受人为干扰影响小,而有珠芽的种生境多为无遮荫的开阔处,受人为干扰影响大。

3 讨 论

3.1 半夏属的染色体数目

半夏属共约9种*,是天南星科中唯一的东亚分布属(李恒,1996,1986;Grayum,

---

* 根据英国皇家植物园Peter Boycer博士提供的半夏属植物名录。笔者对他的热心帮助表示深切的谢意。
According to the list of species of the genus *Pinellia* provided by Dr. Peter Boycer of the Royal Botanic Gardens, Kew in 1995. The present authors wish to express their sincere thanks for his help.

1990). Grayum(1990)和 Grant (1982)认为半夏属的染色体基数为 x = 13,但表 3 表明该属还有其它基数(x = 7,8,9,和 29,4 个基数并非是一种肯定的结论,如 2n = 54 的种,除可能是 x = 9 的 6 倍体外,也可能是 x = 13 和 x = 14 的种杂交而成),是一个染色体数目多变的属,属内至少存在着 2n = 26,28,42,52,54,72,78,99,108,116 和 128 等多倍性变化,和一定数量的非整倍性变化(见实验结果 2.1 节),而 2n = 115 可能是 2n = 116 的非整倍性变化。

天南星科是一个染色体数目变化极为复杂的科,属的染色体基数计有 x = 6～17,19～21,23,24,26,28～30 和 56 等整倍和非整倍性变化。其中以 x = 14 和 13 为最常见。例如与半夏属近缘的天南星属 *Arisaema* 中有 2n = 14,20,24,26(有一定数量),28(数量最多),36,48,52,56(数量很多),70 和 140 等变化。

关于天南星科的染色体进化,尤其是原始基数和多倍体起源,多认为该科的原始基数为 x = 7(洪德元,1990;Grayum,1990;Subramanian & Munian,1988;Ramachandran,1978;Raven,1975; Marchant, 1974; Mookerjea, 1955),且有古多倍化和非整倍化的变化(Grayum,1990;Subramanian & Munian,1988;Goldblatt,1980;Ramachandran,1978)。另外双多倍化在天南星科的染色体进化中也起了重要作用(Grayum,1990;Ramachandran,1978)。

表 2　半夏属 5 个种 10 个群体的染色体数目及其与珠芽发生的相关性

Table 2　Relationships between occurrence of bulbil and chromosome numbers of 10 populations belonging to 5 species of *pinellia*

种名 Species	群体编号 Population No.	2n	基数 Basic number	倍性 Ploidy (x)	每叶珠芽数 The average numbers of bulbils a Leaf	凭证标本 Voucher②
P. yaoluopingensis	Ⅰ	26	13	2	0	Li, M. W. 964103
	Ⅱ	26	13	2	0	Li, M. W. 954303
	Ⅲ	26	13	2	0	Li, M. W. 944406
P. pedatisecta	Ⅳ	26	13	2	0	Li, M. W. 952002
P. peltata	Ⅴ	78①	13	6	0	Li, M. W. 950001
P. cordata	Ⅵ	72①	9	8	2	Li, M. W. 961003
P. ternata	Ⅶ	54①	9	6	0.043	Li, M. W. 935202
	Ⅷ	72	9	8	1	Li, M. W. 965201
	Ⅸ	99①	9	11	1	Li, M. W. 945403
	Ⅹ	108①	9	12	1.95	Li, M. W. 955501

① 首次报道　Reported for the first time.
② 凭证标本存放于南京农业大学标本室　The vouchers are deposited in NAOM

用这些假设可对半夏属内染色体进化作一些推测。半夏属内 x = 13 的植物可能是比较原始的类型,但这个二倍体并非原始的二倍体,有可能来源于 x = 7(原始基数)的四倍体(2n = 28);或通过异源多倍化 x = 6 + 7 途径产生;或许由 x = 7(原始基数)经非整倍性上升为 x = 8,9 乃至 13? 如果半夏属内基数 13 与 7,8,9 之间确存在某种联系的话,则还

有可能 x=13 通过非整倍性变化下跌到 9,8 和 7。该属是一个后起的较进化的属(李恒,1996),迄今还无 2n=14 的报道,但在天南星科中至少有 2 个种 *Aglaonema commutatum* 和 *Theriophonum minutum*, Subramanian (1988)报道过 2n=14,而非整倍性跌落的例子在被子植物中也有许多(洪德元,1990)。所以 2n=42,52,54,72,99,108 和 128 等有可能是衍生基数 9,8 和 7 的高水平多倍体。

按双多倍化理论述,半夏复合种内 2n=116(x=29 的四倍体)的细胞型可能来源于以下异源多倍化途径:x=16+13,x=15+14,或 x=21+8。

表 3 半夏属 6 个种的染色体数目、基数和倍性

Table 3 Chromosome numbers, basic numbers and ploidy of 6 species in *Pinellia*

种名 Species	2n	基数 Basic number	倍性 Ploidy (x)	文献报道 References
P. yaoluopingensis	26	13	2	顾德兴,徐炳声,1991
P. pedatisecta	26	13	2	Jones, 1957; 李林初,徐炳声,1986; 郭巧生,庄文庆,1988
P. tripartita	26	13	2	Kurakubo, 1940
	52	13	4	Ito, 1942; Jones, 1957
P. peltata	78	13	6	*
P. cordata	72	9	8	*
P. ternata	28	7	4	Huttleston, 1955(in Marchant 1972)
	42	7	6	程尧楚,刘本坤,1991
	54	9	6	*
	72	9	8	顾德兴,徐炳声,1991
	99	9	11	*
	108	9	12	*
	115①	29(?)	4(?)	Marchant, 1972
	116	29	4	Ito, 1942
	128	8	16	Malvesin-Fabre, 1945

① 非整倍体 Aneuploid.
* 本文报道 The present report.

3.2 染色体基数和倍性与珠芽发生之间的关系

珠芽发生与半夏复合种的染色体倍性变化有关,即随着多倍化水平的提高每叶珠芽数也相应增大(表 2)。这种现象与 Gustafsson(参阅 Stebbins 1957)关于无融合生殖与多倍体关系的总结性结论相符合,虽然二倍体中也可以由基因突变引起无融合生殖,但这些无融合生殖基因在多倍体水平上的作用比二倍体水平上强烈。除了蕨类植物 *Polypodium aureum* (Heilbronn, 1932), *Phascum cuspitum* (Springer, 1935)的证据外,在有花植物中,Levan(1937)认为多倍化是 *Allium paniculatum* 产生小鳞茎的直接原因。Turesson

(1931,1930)也发现在羊茅 *Festuca ovina* 中胎萌程度随染色体数目的增加而增加,在某些类群中,如在柑桔属 *Citrus* 和委陵菜属 *Potentilla* 的若干种中,二倍体或杂种中也有无融合生殖。但是多倍体中的无融合生殖要普遍得多(洪德元,1990)。这表明多倍化确能起到加强无性繁殖的作用。根据染色体倍性由低到高的进化趋势以及多倍化本质上的不可逆性的规律(洪德元,1990),我们认为半夏复合种的原始类型可能也是没有珠芽的,即珠芽在发生上可能还具有进化上的意义。虽然珠芽繁殖阻碍了基因重组,对进化不利,但对半夏属,它并没有缩短物种的进化生命,或限制其占据各种生境的能力,因为确切地说,该属是兼性无融合生殖,这会不时地扩大专性无融合生殖群体所代表的基因库。因此,x=13 的种均无珠芽,且二倍体常见,而 x=9 的种均有珠芽,仅有多倍体(表 2),这有可能说明在半夏属内 x=13 较 x=9 原始。有关这方面的比较形态和解剖学等证据我们将另文报道。这也是前文提出存在 x=13 非整倍性下跌到 9,8 和 7 可能性的原因之一。

3.3　半夏与鹞落坪半夏的关系

根据以上分析,半夏这一多倍体复合种(polyploid complex)的二倍体祖先可能是无珠芽且 2n=14,16,或 18 的植物,其 x=7,8 和 9 的基数可能是在该属的早期进化过程中由鹞落坪半夏的 x=13 经非整倍性下跌所致,后经二次多倍化出现了珠芽,使得该种在生殖上发生了从有性到无性(更确切地说是兼性无融合)的变化,结果大大加强了它的生态适应和开拓新生境的能力,从而扩大了分布范围,由原先仅局限分布于较湿润的林下生境变为能适应多种不同生境和更有扩张性和杂草性的生物型。

虽然按分类学惯例,这两个种的形态差别似乎还够不上"种"的水平,但由于它们的进化地位可能相差悬殊,故仍保留其种级地位,等深入研究后视情况再作处理。

参　考　文　献

李林初,徐炳声,1986. 我国 8 种特有植物的染色体观察. 植物分类学报,**24**(2):157~160

李恒,1986. 天南星科的生态地理和起源. 云南植物研究,**8**(4):363~373

李恒,1996. 从生态地理探索天南星科的起源. 云南植物研究,**18**(1):14~42

郭巧生,庄文庆,1988. 掌叶半夏和东北天南星的根尖染色体观察. 吉林农业大学学报,**10**(2):21~22

洪德元,1990. 植物细胞分类学. 北京:科学出版社,198~199

顾德兴,徐炳声,1991. 南京两种半夏群体水平变异式样的比较. 植物分类学报,**29**(5):423~430

程尧楚,刘本坤等,1991. 几种药用植物的染色体观察. 湖南农学院学报,**17**(2):161~167

Goldblatt P,1980. Polyploidy in angiosperms monocotyledons. In:Lewis W H ed. Polyploidy, Biological Relevance. New York:Plenum Press,219~239

Grant V,1982. Periodicities in the chromosome numbers of the angiosperms. Bot Gaz,**143**(3):379~389

Grayum M H,1990. Evolution and phylogeny of the Araceae. Ann Missouri Bot Gard,**77**(4):628~697

Heilbronn A,1932. Polyploidia und generationswechsel. Bot Ges,**50**:289~300

Ito T,1942. Chromosomen und Sexualitat der Araceae. I. Somatische Chromosomenzahlen einiger Arten. Cytologia,**12**:313~325

Jones G E,1957. Chromosome numbers and phylogenetic relationships in the Araceae . Diss Abstr,**17**:2394

Kurakubo Y,19 40. Uber die Chromosomenzahlen von Araceae——Arten. Bot & Zool,Tokyo,**8**:1942

Levan,1937. Cytological Studies in the *Allium paniculatum* group. Hereditas,**23**:317~370

Malvesin-Fabre G, 1945. Contribution a la caryologie des Aracees. These Sci, Bordeaux, I: 275

Marchant C J, 1972. Chromosome variation in Araceae Ⅳ Areae. Kew Bull, **26**(3): 395～404

Marchant C J, 1974. Chromosome variation in Araceae Ⅴ *Acoreae to Lasieae*. Kew Bull, **28**: 199～210

Mookerjea A, 1955. Cytology of different species of aroids with a view to trace the basis of their evolution. Cytologia, **7**: 221～291

Ramachandran K, 1978. Cytological studies on south Indian Araceae. Cytologia, **43**: 289～303

Raven P, 1975. The basis of angiosperm phylogeny: cytology. Ann Missouri Bot Gard, **62**: 724～764

Springer E, 1935. Uber apogam (vegetative entstanene) sporogone an der bivalenten rasse des laubmooses Phascum. cuspidatum. Zeitschr Ind Abst V Vererbungsl, **69**: 249～262

Stebbins G L, 1950. Variation and Evolution in Plants. New York: Columbia Univ Press, 450～470

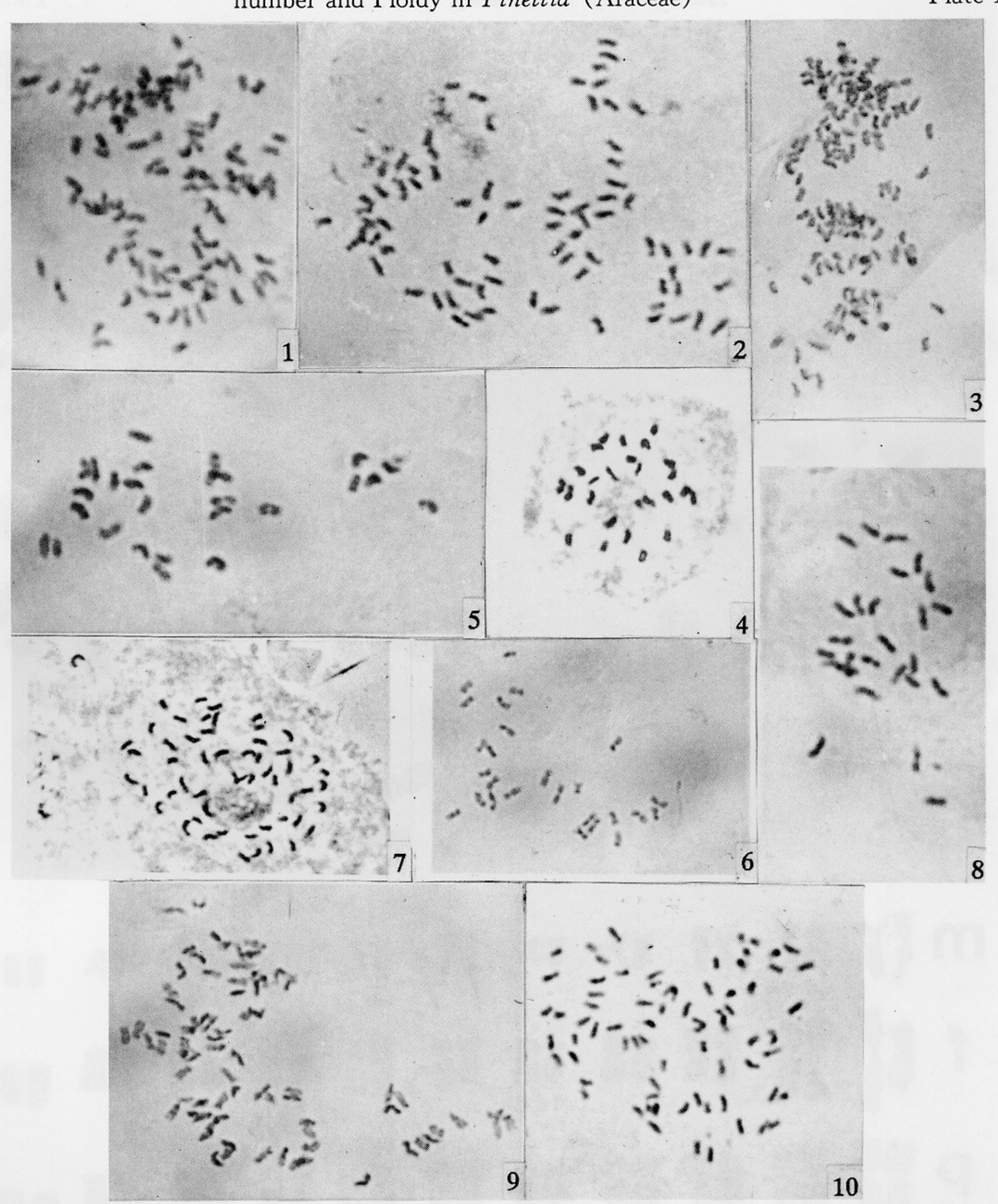
Subramanian D, Munian M, 1988. Cytotaxonomical studies in south Indian Araceae. Cytologia, **53**: 59～66

Turesson G, 1930. Studien uber *Festuca ovina* Ⅱ Chromosomenzahl and vivipa rie. Hereditas, **13**: 177～184

Turesson G, 1931. Studien uber *Festuca ovina* Ⅲ Weitere beitrage zur kennthnis der chromosomezahlen viviparen formem. Heredita, **15**: 13～16

图版说明 Explanation of plate

Plate 1 1. *P. ternata* (Thunb.) Breit. 2n=99 (population IX); 2. *P. peltata* Pei 2n=78 (population Ⅴ); 3. *P. ternata* (Thunb.) Breit. 2n=108 (population Ⅹ); 4～6. P. yaoluopin-gensis X. H. Guo et X. L. Liu 2n=26; 4. population Ⅲ; 5. population Ⅱ; 6. population Ⅰ; 7. *P. ternata* (Thunb.) Breit. 2n=54 (population Ⅶ), 8. *P. pedatisecta* Schott 2n=26 (population Ⅴ); 9. *P. ternata* (Thunb.) Breit. 2n=72 (population Ⅷ); 10. *P. cordata* N. E. Brown 2n=72 (population Ⅵ). (all×1500)



See explanation at the end of text